

小地老虎雌蛾触角及幼虫头部感受器扫描电镜观察

向玉勇^{1,2}, 孔丹丹², 刘同先¹, 张世泽^{1,*}

(1. 西北农林科技大学, 旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西杨凌 712100;

2. 滁州学院生物与食品工程学院, 安徽滁州 239000)

摘要:【目的】为了解小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemberg) 雌蛾触角及幼虫头部感受器的种类、形态、数量和分布。【方法】利用扫描电镜技术观察了小地老虎雌蛾触角及5龄幼虫头部形态及触角和口器上的感受器。【结果】小地老虎雌蛾触角上共分布有5种类型的感受器, 分别为毛形感器、刺形感器、腔锥形感器、耳形感器、锥形感器。5龄幼虫头部呈椭圆形, 口器下口式, 为咀嚼式口器, 头部可见触角、单眼、蜕裂线、刚毛、唇基、额、上唇、上颚、下颚、下颚须、下唇、下唇须及吐丝器等结构; 触角上着生1个毛形感器和4个锥形感器; 上颚分布有1个毛形感器和1个刺形感器; 在下颚及下颚须上共分布有3个毛形感器、3个刺形感器、4个锥形感器和1个栓锥形感器; 下唇须上有1个栓锥形感器和1个锥形感器; 吐丝器前方两侧有1对刺形感器。【结论】小地老虎雌蛾触角上的感受器比幼虫头部的多, 推测雌蛾利用它们来完成寄主植物和产卵环境选择; 幼虫口器附肢上的感受器具有味觉和嗅觉功能, 幼虫利用它们判断食物的种类和适合性。

关键词: 小地老虎; 雌蛾触角; 幼虫头部; 感受器; 扫描电镜

中图分类号: Q964 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2016)12-1340-08

Observation of the sensilla on female adult antenna and larval head of *Agrotis ypsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) with scanning electron microscope

XIANG Yu-Yong^{1,2}, KONG Dan-Dan², LIU Tong-Xian¹, ZHANG Shi-Ze^{1,*} (1. State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. School of Biology and Food Engineering, Chuzhou University, Chuzhou, Anhui 239000, China)

Abstract: 【Aim】To clarify the types, morphology, quantity and distribution of sensilla on the female adult antenna and larval head of *Agrotis ypsilon*. 【Methods】The sensilla on female adult antenna and the head of the 5th instar larva of *A. ypsilon* were observed with scanning electron microscope. 【Results】Five types of chemoreceptors, including sensillum trichodeum, sensillum chaeticum, sensillum coeloconicum, sensillum auricillicum and sensillum basiconicum, were found on female adult antenna of *A. ypsilon*. For the 5th instar larva of *A. ypsilon*, the head is oval and hypognathous with chewing mouthparts; the larval head comprises of antenna, ocelli, ecdysial line, setae, clypeus, frons, labrum, mandibles, maxillae, maxillary palpi, labium, labial palpi and fusula; one sensillum trichodeum and four sensilla basiconica were found on the antenna; one sensillum trichodeum and one sensillum chaeticum were found on the mandible, and three sensilla trichodea, three sensilla chaetica, four sensilla basiconica and one sensillum styloconicum were found on the maxilla and maxillary palpus; one sensillum styloconicum and one sensillum basiconicum were found on labial palpus, and one sensillum chaeticum

基金项目: 旱区作物逆境生物学国家重点实验室开放课题(CSBAA2015011)

作者简介: 向玉勇, 男, 1974年6月生, 苗族, 湖南麻阳人, 博士, 教授, 从事昆虫化学生态学及害虫防治研究, E-mail: xyy10657@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: shzzhang@nwsuaf.edu.cn

收稿日期 Received: 2016-09-12; 接受日期 Accepted: 2016-10-13

was found on the front of each side of fusula. 【Conclusion】 The quantity of sensilla on female adult antenna of *A. ypsilon* is more than that on its larval head. It is supposed that female adults use these sensilla to choose host plants and oviposition environment. The sensilla on larval mouthparts are associated with gustation and olfaction, and larvae use them to judge the varieties and suitability of foods.

Key words: *Agrotis ypsilon*; female adult antenna; larval head; sensillum; scanning electron microscope

昆虫的头部是取食和感觉中心,分布有许多化学感受器,这些化学感受器是昆虫重要的感觉器官,能感知外界环境中的各种化学信息,从而完成寄主选择、取食、交配、产卵和躲避天敌等行为活动(Van Loon, 1996)。已有的研究表明,昆虫化学感受器的类型、数量和分布等随昆虫种类的不同而差异很大,功能也不完全相同,不同类型的感受器分别感知不同的信息分子,从而引起昆虫产生相应的行为反应(Städler *et al.*, 1995),例如,雄蛾触角感受器接收到性信息素的刺激会产生寻觅配偶及交配行为反应;雌蛾触角感受器受到植物挥发物的刺激时会产生觅食、产卵等行为反应。幼虫头部的化学感受器分布最富集,与其取食行为联系紧密,主要通过化学感受器来选择寄主植物。明确昆虫化学感受器的种类、形态、分布以及功能,有助于深入研究昆虫的行为机制,可以为探索害虫防治新途径提供科学依据。因此,化学感受器的类型、功能和机制一直是昆虫化学生态学研究的重点(娄永根和程家安, 2001)。目前,学者们对鳞翅目昆虫化学感受器的研究主要以雄蛾触角为主(张善干等, 1995; 蒋国芳等, 2000; 陈德明等, 2002; 胡文静等, 2010),有关雌蛾触角及幼虫化学感器研究的报道较少。

小地老虎 *Agrotis ypsilon* (Rottemberg) 属于鳞翅目夜蛾科昆虫,别名土蚕、地蚕、黑土蚕、黑地蚕、地剪、切根虫等,是一种世界性的农业害虫,在非洲、亚洲、澳大利亚、欧洲、北美和南美洲均有分布和危害(Clement *et al.*, 1982),可取食危害 100 多种作物(李永禧, 1964)。由于化学农药的长期使用,小地老虎已对多种化学农药产生了较高水平抗性(韩召军, 1986),而且,该虫又具有迁飞习性,存在暴发成灾现象,防治难度大。因此,急需探索和开发小地老虎的有效防治新方法。利用昆虫性信息素或植物源引诱剂来诱杀害虫是一种新型无公害的防治技术,已应用于多种农林害虫的防治。了解昆虫化学感受器的种类、形态、数量和分布是性信息素及植物源引诱剂应用的前提和基础。笔者在前期已运用扫描电镜技术对小地老虎雄蛾触角感受器进行了观察(向玉勇等, 2009),在此基础上继续观察雌蛾触角及幼

虫头部的感受器,以了解雌蛾触角及幼虫头部感受器的种类、形态、数量和分布,为探讨小地老虎感受器的功能,揭示行为反应识别机制以及利用化学生态学方法持续控制该虫提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

小地老虎幼虫采集于贵州省遵义市乐山烟叶种植基地,在智能人工气候箱中用新鲜的菜叶叶片饲养多代。人工气候箱的光照周期为 14L: 10D、温度为 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 、相对湿度为 $70\% \pm 7\%$ 。选取新羽化的雌蛾及健康的 5 龄幼虫为实验材料。

1.2 仪器与试剂

1.2.1 仪器: RXZ-288A 型人工气候箱(宁波江南仪器制造厂)、JSM-6510 型扫描电子显微镜(日本电子株式会社)、JFC-1600 型真空镀膜仪(日本电子株式会社)。

1.2.2 试剂: 4% 戊二醛、5% 戊二醛、乙醇均为国产分析纯; 0.1 mol/L pH 7.2 磷酸缓冲液。

1.3 雌蛾触角扫描电镜观察样品的制备

取新羽化 2 d 左右未交配的雌蛾触角 15 根,用 5% 戊二醛固定 2 h,取出用 0.1 mol/L pH 7.2 的磷酸缓冲液冲洗,经 50%, 60%, 70%, 80% 和 90% 乙醇逐级脱水 10 min,再用无水乙醇脱水 20 min。临界点干燥,用导电胶将其粘于样品台上,喷金后置于扫描电子显微镜下观察并拍照,加速电压为 20 kV。

1.4 幼虫头部扫描电镜观察样品的制备

取 5 龄幼虫 10 头放入 -10°C 冰箱中冷冻至昏迷,迅速切下头部,用滤纸将头部边缘的淋巴液吸干,放入经过预冷的 4% 戊二醛(4°C)中固定 24 h,取出后用 pH 7.2 的磷酸缓冲液洗涤 3 次,每次 10 min,经 65%, 75%, 85%, 95% 和 100% 梯度乙醇逐级脱水 10 min,自然风干后将幼虫头部各个面分别粘于样品台上,喷金后置于扫描电镜下观察并拍照,加速电压为 20 kV。

1.5 数据统计分析

实验数据采用 SPSS11.5 统计软件进行处理。

2 结果

2.1 小地老虎雌蛾触角的形态特征

经观察,小地老虎雌蛾触角呈丝状(图 1: A),平均长度为 12.42 ± 0.03 mm,由柄节(1 节)、梗节(1 节)和鞭节组成。鞭节一般由 78 ~ 80 个亚节组

成,直径约为 $166.98 \mu\text{m}$,平均长度约 $172.41 \mu\text{m}$,柄节基部收缩,端部较为膨大,梗节相对较短,端部也相对膨大。在柄节、梗节的背部以及鞭节基部周围附有大量的鳞片(图 1: B),鞭节腹面和两个侧面,分布有许多小棘刺,在鞭节腹面和侧面,以及柄节、梗节的鳞片的下部分布有各种感觉器官(图1: C)。

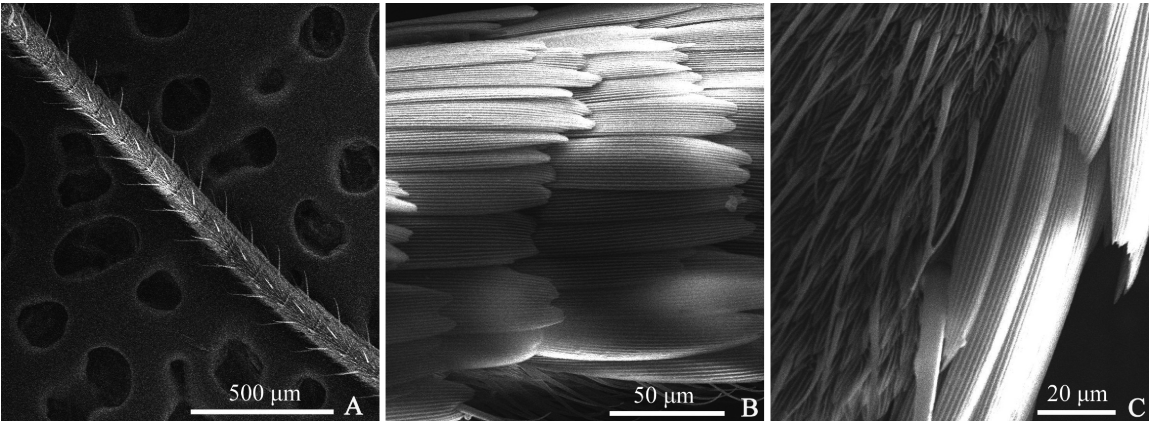


图 1 小地老虎雌蛾触角形态

Fig. 1 Morphology of female adult antenna of *Agrotis ypsilon*

A: 雌蛾触角 Female adult antenna; B: 触角柄节和梗节的背部 Back of antenna scape and pedicel; C: 触角鞭节局部 Part of antenna flagella.

2.2 小地老虎雌蛾触角感受器的种类、形态和分布

通过观察发现,小老虎雌蛾触角上共分布有 5 种类型的感受器,分别为毛形感器 (sensillum trichodeum, ST)、刺形感器 (sensillum chaeticum, SC)、腔锥形感器 (sensillum coeloconicum, SCO)、耳形感器 (sensillum auricillicum, SAU) 和锥形感器 (sensillum basiconicum, SB)。

2.2.1 毛形感器 (ST): 毛形感器是雌蛾触角上数量最多的感受器,多分布在柄节、梗节和鞭节的内侧位置。根据形态和附着位置不同分为长毛形感器 (I 型) 和短毛形感器 (II 型) 两种类型。I 型毛形感器的数量比较少,比较挺直,与触角表面几乎垂直,长约 $67.65 \sim 101.47 \mu\text{m}$,基部直径约 $4.41 \sim 5.88 \mu\text{m}$,向顶端逐渐变细,端部略微弯曲,大多数呈弧形,少数呈钩状(图 2: A)。II 型毛形感器数量较多,比较纤细,呈纤毛状,基部直径约 $2.94 \sim 4.46 \mu\text{m}$,长约 $48.53 \sim 72.06 \mu\text{m}$,比较弯曲,与触角形成约 45° 的角度(图 2: B)。

2.2.2 刺形感器 (SC): 刺形感器数量较少,主要分布在鞭节,呈刺状,基部直径约 $6.76 \sim 7.20 \mu\text{m}$,长约 $54.05 \sim 78.38 \mu\text{m}$,基部刚直挺立,几乎垂直于触角的表面,稍微向前倾,顶端较为圆钝(图 2: C)。

2.2.3 腔锥形感器 (SCO): 腔锥形感器是触角表

皮下陷而形成的一个浅圆腔,一般位于触角中顶部毛形感器丛中,外形呈菊花状,直径约为 $8.85 \sim 10.42 \mu\text{m}$,圆腔中央直立一个感觉锥,感觉锥直径为 $1.78 \sim 2.82 \mu\text{m}$,四周着生 $8 \sim 11$ 根缘毛,呈弓形向中心弯曲,其端部常相互交叉在一起,高于感觉锥(图 2: D)。

2.2.4 耳形感器 (SAU): 耳形感器外形呈猫耳状(图 2: E),主要分布在鞭节端部腹侧面,每节 $2 \sim 3$ 个,呈纵行排列,边缘彼此联合,其表面从近基部的位置开始向下凹陷成耳形结构,长约 $13.25 \sim 22.11 \mu\text{m}$,耳形最大宽幅约 $2.22 \sim 2.43 \mu\text{m}$ 。

2.2.5 锥形感器 (SB): 锥形感器直立于触角鞭节顶端表面,一般每节 $1 \sim 2$ 根,比毛形感器粗短,基部直径约为 $8.87 \sim 9.43 \mu\text{m}$,长约 $26.92 \sim 29.69 \mu\text{m}$,基部有臼状窝,表面具纵纹(图 2: F)。

2.3 小地老虎幼虫头部及口器形态特征

小地老虎 5 龄幼虫头部呈椭圆形,口器下口式,为咀嚼式口器,头部可见触角、单眼、蜕裂线、刚毛、唇基、额、上唇、上颚、下颚、下颚须、下唇、下唇须及吐丝器等结构。头部背面有一条倒“Y”字形的蜕裂线,分为头冠缝和额缝,额呈三角形(图 3: A);头部中央为上唇,唇后方为唇基,额唇基沟十分明显(图 3: A),上唇着生有 5 对长短不一的刚毛,呈对称排

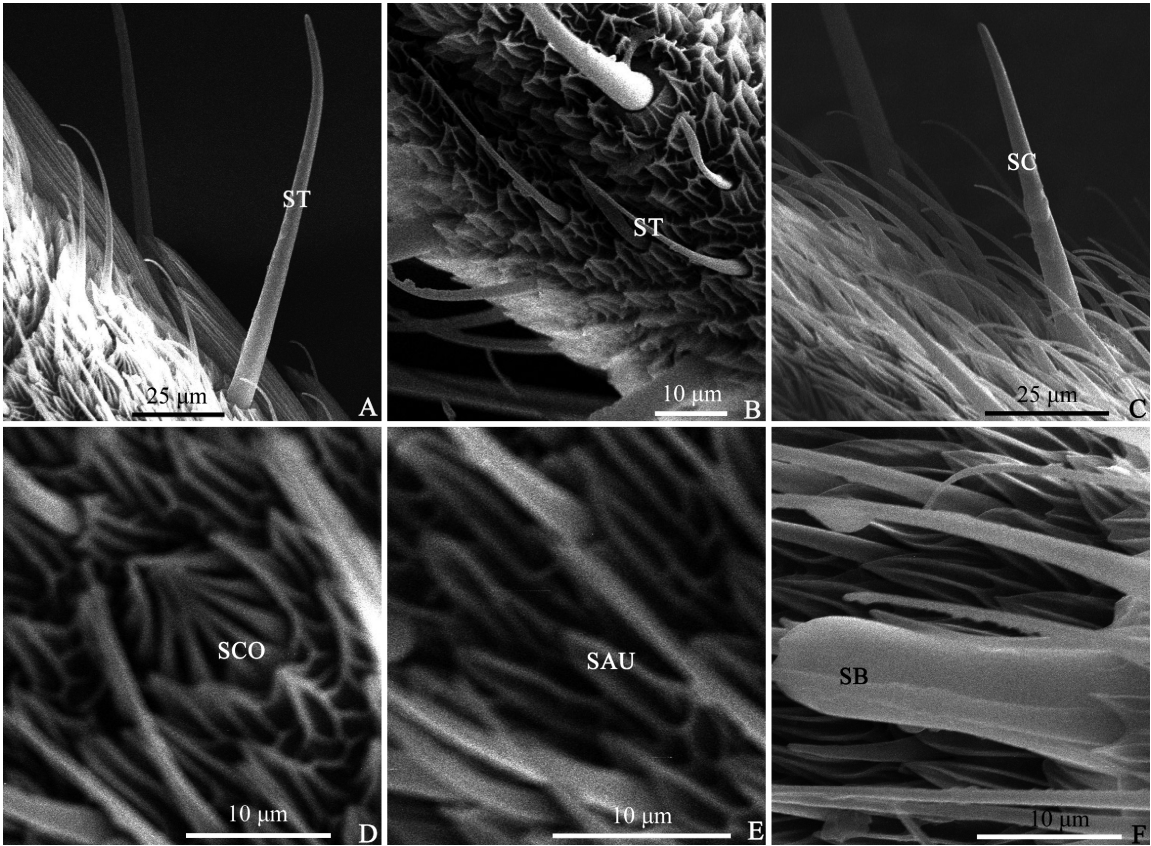


图2 小地老虎雌蛾触角感受器的种类和形态

Fig. 2 Types and morphology of sensilla on the antenna of female adults of *Agrotis ypsilon*

A: I 型毛形感器 *Sensillum trichodeum* I (ST I); B: II 型毛形感器 *Sensillum trichodeum* II (ST II); C: 刺形感器 *Sensillum chaeticum* (SC); D: 腔锥型感器 *Sensillum coeloconicum* (SCO); E: 耳形感器 *Sensillum auricillicum* (SAU); F: 锥形感器 *Sensillum basiconicum* (SB).

列,上唇在取食时可防止食物外漏;头部的两侧各分布有 6 个单眼及一定数量刚毛(图 3: B),单眼位于触角基部略后上方;1 对上颚是呈三角形的锥状结构(图 3: C),分为基部的臼齿叶和端部的切齿叶两个部分,非常坚硬,主要用于撕裂和咀嚼食物;头部

的腹面为下颚和下唇,下颚位于下唇和舌的外侧,主要功能是刮切和握持食物,其与舌、下唇的基部连成一个复合体,复合体前端具有吐丝器(图 3: C);下唇内壁着生有膜质的舌,主要功能是帮助运送和吞咽食物。

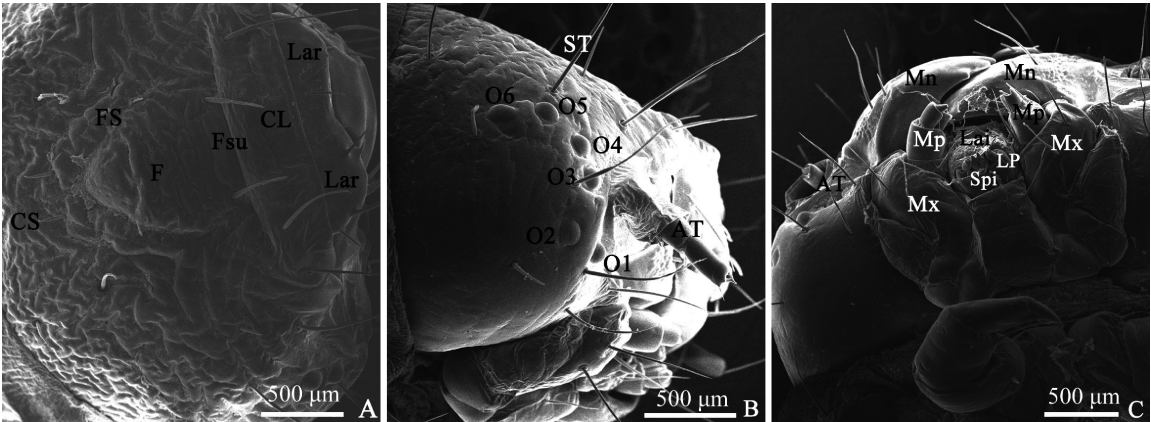


图3 小地老虎 5 龄幼虫头部的扫描电镜图

Fig. 3 Scanning electron microscope photographs of the head of the 5th instar larva of *Agrotis ypsilon*

A: 头部背面观 Head in dorsal view; B: 头部侧面观 Head in lateral view; C: 头部腹面观 Head in ventral view. AT: 触角 Antenna; CS: 头冠缝 Coronal suture; CL: 唇基 Clypeus; FS: 额缝 Frontal suture; F: 额 Frons; Fsu: 额唇基沟 Frontoclypeal sulcus; Lar: 上唇 Labrum; Lai: 下唇 Labium; LP: 下唇须 Labial palpus; Mn: 上颚 Mandible; Mp: 下颚须 Maxillary palpus; Mx: 下颚 Maxilla; O1-6: 单眼 Ocellus; Spi: 吐丝器 Spinneret; ST: 刚毛 Seta.

2.4 小地老虎 5 龄幼虫触角上的感受器

小地老虎 5 龄幼虫触角位于头部侧下方,着生于单眼和上颚之间,形状粗短,基部缩进触角窝内(图 4: A),端节顶面凹凸不平,着生 1 个毛形感器和 4 个锥形感器(图 4: B),毛形感器长约 625.13 μm ,4 个锥形感器分别长约 5.38, 19.23, 26.92 和 30.77 μm 。

2.5 小地老虎 5 龄幼虫上、下颚上的感受器

在小地老虎 5 龄幼虫左右上颚各分布有 1 个毛

形感器和 1 个刺形感器(图 4: C),毛形感器长约 576.92 μm ,刺形感器长约 176.92 μm 。下颚由轴节、茎节、外颚叶、内颚叶及下颚须组成,轴节基部边缘具 2 个毛形感器(图 4: D),长约 433.33 μm ,茎节端部边缘具 1 个长约 377.78 μm 的毛形感器(图 4: E)。下颚须分为 3 节,基节内侧边缘有 3 个刺形感器(图 4: F),长约 133.33 μm ,端节顶部着生有 3 个长约 13.24 μm 的锥形感器(图 4: G)。

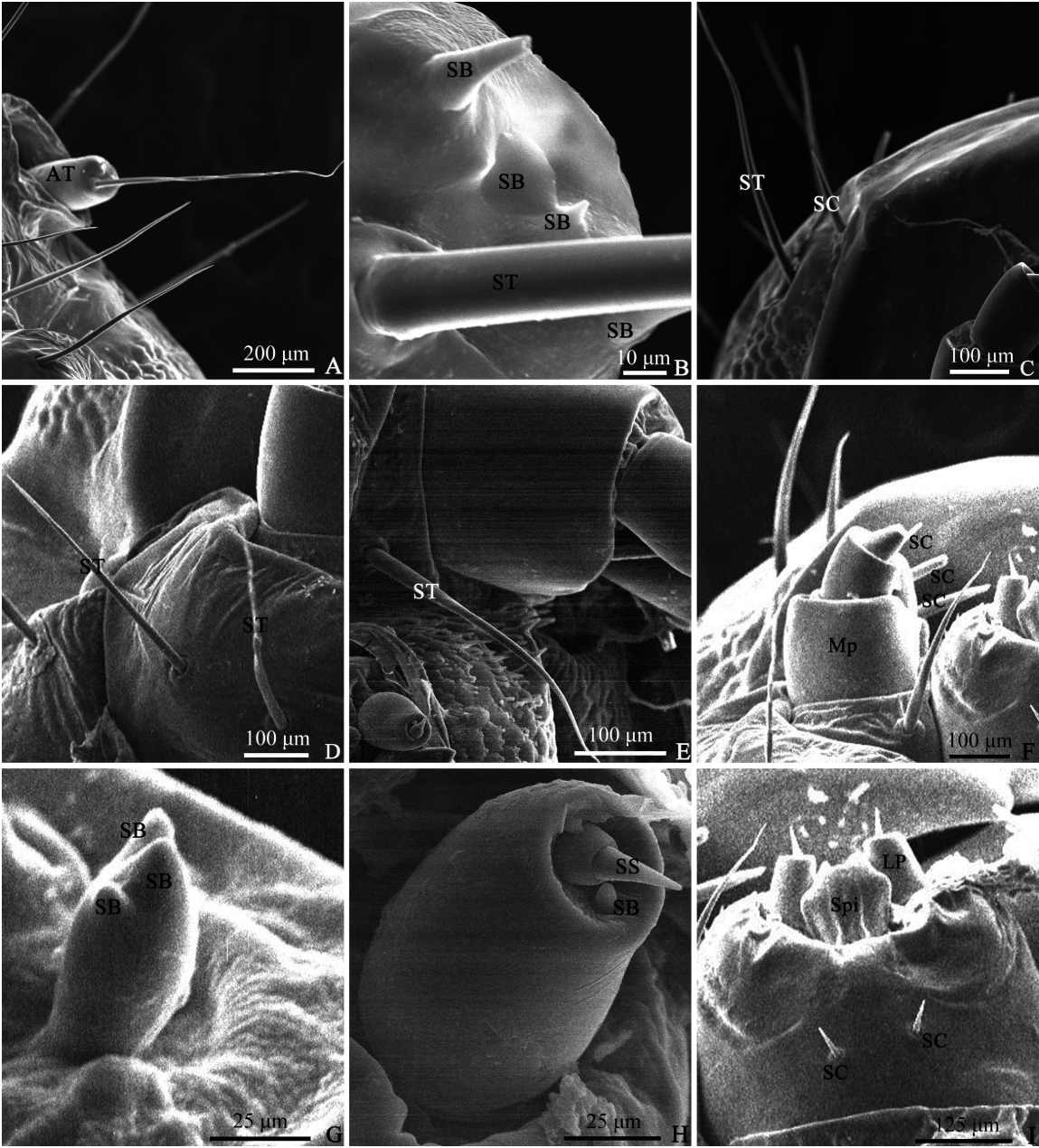


图 4 小地老虎 5 龄幼虫头部感受器的扫描电镜图

Fig. 4 Scanning electron microscope photographs of sensilla on the head of the 5th instar larva of *Agrotis ypsilon*
A: 触角 Antenna; B: 触角上的感受器 Sensillum on the antenna; C: 上颚上的感受器 Sensillum on the mandible; D: 下颚轴节上的感受器 Sensillum on the cardo of maxilla; E: 下颚茎节上的感受器 Sensillum on the stipes of maxilla; F: 下颚须基节上的感受器 Sensillum on the coxa of maxillary palpus; G: 下颚须端节上的感受器 Sensillum on the mucro of maxillary palpus; H: 下唇须上的感受器 Sensillum on the labial palpus; I: 吐丝器前方的感受器 Sensillum in the front of spinneret. AT: 触角 Antenna; LP: 下唇须 Labial palpus; Mp: 下颚须 Maxillary palpus; SB: 锥形感受器 Sensillum basiconicum; SC: 刺形感受器 Sensillum chaeticum; Spi: 吐丝器 Spinneret; SS: 栓锥形感受器 Sensillum styloconicum; ST: 毛形感受器 Sensillum trichodeum.

2.6 小地老虎 5 龄幼虫下唇上的感受器

小地老虎 5 龄幼虫下唇主要由后颏和前颏组成,在前颏两侧的前端着生有下唇须,下唇须上着生有 1 个栓锥形感器和 1 个锥形感器(图 4: H),栓锥形感器长约 $34.85\ \mu\text{m}$,锥形感器长约 $7.58\ \mu\text{m}$,在吐丝器前方两侧还有 1 对长约 $66.67\ \mu\text{m}$ 的刺形感器(图 4: I)。

3 讨论

昆虫触角及头部口器表面分布有各类感受器,通过感受器感知各种信息是昆虫的重要行为特征,研究感受器有助于了解昆虫的行为机理。目前,有关鳞翅目昆虫触角感受器的研究已有较多的报道。除少数种类的雌雄蛾触角感受器的类型完全相同,如斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 雌雄蛾触角上均分布有 5 种感受器,即毛形感器、锥形感器、刺形感器、耳形感器和腔锥形感器(刘金香等, 2009); 舞毒蛾 *Lymantria dispar* (Linnaeus) 雌雄蛾触角都分布有 4 种感受器,即毛形感器、刺形感器、腔锥形感器和锥形感器(马菲等, 2013)。大多数昆虫雌雄蛾触角感受器的类型存在差异,如杨小舟蛾 *Micromelalopha troglodyta* (Graeser) 雌蛾触角上没有叉形感器及腔锥形感器,雄蛾触角上没有芽形感器以及 Böhm 氏鬃毛(付盈盈等, 2012); 笋秀夜蛾 *Apamea apameoides* (Draudt) 雌蛾触角具有 8 种感受器,雄蛾触角具有 9 种感受器(邓顺等, 2010); 荔枝粗胫翠尺蛾 *Thalassodes immissaria* Walker 雌蛾触角有 6 种感受器,雄蛾有 7 种感受器(成家宁等, 2012); 苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* (Linnaeus) 雌蛾触角上有 9 种感受器,雄蛾触角上有 10 种感受器(支海美等, 2012); 金银花尺蠖 *Heterolocha jinyinhuaaphaga* Chu 雌蛾触角上有 8 种感受器,雄蛾触角上有 9 种感受器(向玉勇等, 2015)。笔者对小地老虎雌蛾触角进行扫描电镜观察,发现雌蛾触角上共分布有 5 种感受器,分别为毛形感器、刺形感器、腔锥形感器、耳形感器、锥形感器,除锥形感器外,其他 4 种感受器在雄蛾触角上也有分布,但雄蛾触角上的鳞形感器、腔形感器、Böhm 氏鬃毛在雌蛾触角上没有分布(向玉勇等, 2009)。与上述昆虫类似,小地老虎雌蛾触角感受器的种类也比雄蛾少,这可能是由于雄蛾活动范围比雌蛾广,除了依赖触角上的各种化学感受器感受环境中的信息物质来选择栖息环境和寄主植物外,还要完成寻找配偶、完成交

配行为等多种活动。如腔形感器具有感受植物源气味、温湿度等方面的作用, Böhm 氏鬃毛是一种感受重力的机械感器(Saïd *et al.*, 2003),从而帮助雄蛾选择栖息环境和完成交配行为。通过比较发现,小地老虎雌蛾触角感受器与其他鳞翅目昆虫的形态结构都很相近,但大小及表面细微结构上都存在一定的差异。

小地老虎幼虫头部与其他昆虫基本相似,呈椭圆形,口器下口式,为咀嚼式口器,头部可见触角、单眼、蛻裂线、刚毛、唇基、额、上唇、上颚、下颚、下颚须、下唇、下唇须及吐丝器等结构。头部每侧分布 6 个单眼,与豇豆荚螟 *Maruca vitrata* (Fabricius) (王攀等, 2011)、苹果蠹蛾 *C. pomonella* (Linnaeus) (支海美等, 2012)、金银花尺蠖 *H. jinyinhuaaphaga* Chu (向玉勇等, 2016) 等幼虫一样,而与麻楝蛀斑螟 *Hypsipyla robusta* Moore 和黄野螟 *Heortia vitessoides* Moore 幼虫不同,后二者为 5 个(马涛等, 2013; 张蒙等, 2014)。

鳞翅目幼虫主要通过头部感受器来选择寄主植物,进而完成进食活动,研究幼虫头部感受器有助于了解昆虫食性机理。目前该方面的研究只涉及菜蛾科、螟蛾科、草螟科、卷蛾科、尺蛾科等的少数昆虫。这些研究表明,不同种类昆虫幼虫头部感受器的种类、数量和分布不尽相同。本实验中发现,小地老虎幼虫触角上着生有 2 种感受器,即 1 个毛形感器和 4 个锥形感器,与亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (谢建军等, 2006)、苹果蠹蛾 *C. pomonella* (Linnaeus) (支海美等, 2012)、麻楝蛀斑螟 *H. robusta* Moore (马涛等, 2013) 等昆虫一样多,但比小菜蛾 *Plutella xylostella* (Linnaeus) (魏辉等, 2003)、豇豆荚螟 *M. vitrata* (Fabricius) (王攀等, 2011)、黄野螟 *Heortia vitessoides* Moore (张蒙等, 2014)、金银花尺蠖(向玉勇等, 2016) 等昆虫少;上颚分布有 1 个毛形感器和 1 个刺形感器,这与苹果蠹蛾(支海美等, 2012)和金银花尺蠖(向玉勇等, 2016)不一样,后两者分别为 1 对毛形感器;在下颚及下颚须上共分布有 3 个毛形感器、3 个刺形感器、4 个锥形感器和 1 个栓锥形感器;下唇须上分布有 1 个栓锥形感器和 1 个锥形感器,行使味觉感受功能,帮助下颚须感触食物和辅助取食(Waladde, 1983);吐丝器前方两侧有 1 对刺形感受器,这与金银花尺蠖幼虫类似(向玉勇等, 2016),但与小菜蛾(魏辉等, 2003)和黄野螟(张蒙等, 2014)幼虫不同,后二者分布的是锥形感受器。

感受器是昆虫与外界进行信息交流的重要物质基础与平台,不同的感受器功能不同,同一感受器也可能同时具有不同的功能。一般认为毛形感器主要是感知和分辨性信息素 (Albert *et al.*, 1974; 吴才宏, 1993); 锥形感器主要是感受植物挥发物的刺激 (Merivee *et al.*, 1999); 刺形感器主要是感受机械刺激 (马瑞燕和杜家纬, 2000); 腔锥形感器主要是感受植物气味、二氧化碳以及湿度变化 (Rü *et al.*, 1990)。与其他鳞翅目昆虫一样,由于雌蛾要完成较为复杂的取食、交配和产卵等行为,小地老虎雌蛾触角感受器的种类比幼虫头部的多,推测毛形感器可能在求偶与交配行为中起关键作用,锥形感器、刺形感器、腔锥形感器在其寄主及产卵环境选择中发挥重要作用。但幼虫触角毛形感器内部的嗅觉受体神经元和其中表达的嗅觉基因数量远远多于成虫单个毛形感器中神经元和嗅觉基因数量。幼虫依赖触角毛形感器感受寄主植物气味,依赖口器附肢上的感受器执行味觉和嗅觉功能,以判断食物的种类和性质,从而做出选择,如下颚须上的锥形感器具有嗅觉和味觉的作用,从而对食物刺激做出反应 (Clark, 1981),下唇须上的栓锥形感器和锥形感器,行使味觉感受功能,帮助下颚须感触食物和辅助取食 (Waladde, 1983)。

已有研究表明,昆虫感受器包含有各种感觉细胞,鳞翅目幼虫感受器的各个感觉细胞具有不同而互相重叠的感觉谱,可形成高度敏感的感觉系统,以感觉和识别植物次生物质、盐、糖类和氨基酸等相当复杂的物质,从而对寄主植物进行选择 (Schoonhoven *et al.*, 1998)。小地老虎是世界性农业害虫,其幼虫可取食危害 100 多种植物,幼虫头部各个感受器的感觉细胞、感觉谱、各感受器的实际生理功能及在寄主选择与取食危害过程中的作用等,还有待借助触角电位或单细胞记录等电生理技术和分子生物学技术进一步研究,以揭示小地老虎感知寄主植物的分子机理,为开发新型作用机制的害虫行为控制剂,更有效地防治该虫提供科学依据。

致谢 滁州学院材料与化工学院电镜室陈玉萍博士在扫描电镜观察中给予指导和帮助,贵州大学杨洪教授在小地老虎采集中给予帮助,特此一并致谢!

参考文献 (References)

Albert PJ, Seabrook WD, Paim U, 1974. Isolation of a sex pheromone receptor in males of the eastern spruce budworm, *Choristoneura*

fumiferana (Clem.), (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Comp. Physiol.*, 91(1): 79–89.

Chen DM, Ma SF, Zhang SG, 2002. Study on the ultrastructure of the trichoid sensillum on the antenna of the male pine caterpillar moth, *Dendrolimus tabulaeformis* Tsia et Liu (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 21(4): 402–405.

[陈德明, 马淑芳, 张善干, 2002. 油松毛虫雄蛾触角毛状感受器细微结构的观察. 电子显微学报, 21(4): 402–405]

Cheng JN, Chen BX, Zeng XN, Li PY, Dong YZ, Xu S, 2012. Observation on antenna sensilla of *Thalassodes immissaria* Walker with a scanning electron microscope. *South China Fruit*, 41(4): 28–32. [成家宁, 陈炳旭, 曾鑫年, 李鹏燕, 董易之, 徐淑, 2012. 荔枝粗胫尺蛾触角感器的扫描电镜观察. 中国南方果树, 41(4): 28–32]

Clark JV, 1981. Feeding deterrent receptors in the last instar African armyworm *Spodoptera exempta*: a study using salicin and caffeine. *Entomol. Exp. Appl.*, 29(2): 189–197.

Clement SL, Show ED, Way MO, 1982. Black cutworm pheromone trapping in strawberries. *Calif. Agric.*, 36: 20–21.

Deng S, Shu JP, Dong SL, Wang HJ, 2010. Observation of antennal sensilla of *Apamea apameoides* with a scanning electronic microscope. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(12): 101–109. [邓顺, 舒金平, 董双林, 王浩杰, 2010. 笋秀夜蛾触角感器的扫描电镜观察. 林业科学, 46(12): 101–109]

Fu YY, Tang F, Zhao WL, 2012. Antennal sensilla of *Micromelalopha troglodyta* (Graeser) observed by scanning electron microscope. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 36(5): 97–101. [付盈盈, 汤方, 赵文亮, 2012. 杨小舟蛾触角感觉器的电镜扫描观察. 南京林业大学学报(自然科学版), 36(5): 97–101]

Han ZJ, 1986. The virulence reaction and fastness variation of the black cutworm to several pesticides. *Acta Phytophylacica Sinica*, 13(2): 125–130. [韩召军, 1986. 小地老虎对几类杀虫剂的毒力反应及其抗药性变化. 植物保护学报, 13(2): 125–130]

Hu WJ, Chen WL, Wei W, Xu XQ, 2010. Scanning electron microscopic observation of sensilla on the antenna of male adult *Scopula subpunctaria*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(5): 938–940. [胡文静, 陈文龙, 韦卫, 许晓青, 2010. 茶银尺蠖雄蛾触角的扫描电镜观察. 昆虫知识, 47(5): 938–940]

Jiang GF, He DC, Yan ZG, 2000. Scanning electron microscopy observations of antennal sensilla of the male *Teinopalpus aureus* Mell. *Guangxi Sciences*, 7(2): 144–146, 149. [蒋国芳, 何达崇, 颜增光, 2000. 金斑喙凤蝶雄虫触角感觉器的扫描电镜观察. 广西科学, 7(2): 144–146, 149]

Li YX, 1964. The living habit and control of the black cutworm. *Entomological Knowledge*, 8(1): 1–3. [李永禧, 1964. 小地老虎生活习性及其防治. 昆虫知识, 8(1): 1–3]

Liu JX, Zhong GH, Chen XF, Hu LM, Hu MY, 2009. Ultrastructures of the sensilla of *Spodoptera litura*. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 31(6): 35–40. [刘金香, 钟国华, 陈新芳, 胡黎明, 胡美英, 2009. 斜纹夜蛾感受器超微形态特征. 西南大学学报(自然科学版), 31(6): 35–40]

- Lou YG, Cheng JA, 2001. Chemical sensory mechanisms of insects. *Chinese Journal of Ecology*, 20(2): 66–69. [娄永根, 程家安, 2001. 昆虫的化学感觉机理. 生态学杂志, 20(2): 66–69]
- Ma F, Yu YX, Chen NZ, Luo YQ, 2013. Observation on the ultrastructure of antennal sensilla in *Lymantria dispar*. *Plant Protection*, 39(3): 120–123. [马菲, 于艳雪, 陈乃中, 骆有庆, 2013. 舞毒蛾触角传感器的超微结构观察. 植物保护, 39(3): 120–123]
- Ma RY, Du JW, 2000. Antennal sensilla of insect. *Entomological Knowledge*, 37(3): 179–183. [马瑞燕, 杜家纬, 2000. 昆虫的触角感器. 昆虫知识, 37(3): 179–183]
- Ma T, Sun ZH, Li YZ, Wen XJ, Chen XY, Cao CL, 2013. Structural observation of head and chemoreceptors of *Hypsipyla robusta* larval. *North Gardening*, (24): 119–122. [马涛, 孙朝辉, 李奕震, 温秀军, 陈晓阳, 曹春雷, 2013. 麻楝蛀斑螟幼虫头部及化学感受器结构观察. 北方园艺, (24): 119–122]
- Merivee E, Rahi M, Luik A, 1999. Antennal sensilla of the click beetle, *Melanotus villosus* (Geoffroy) (Coleoptera: Elateridae). *Int. J. Insect Morphol.*, 28(1–2): 41–51.
- Rü BL, Renard S, Allo MR, Rooland JP, 1990. Antennal sensilla and their possible functions in the host-selection behaviour of *Phenacoccus manihoti* (Matile-Ferrero) (Homoptera: Pseudococcidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 24(4): 375–389.
- Saïd I, Tauban D, Renou M, Mori K, Rochat D, 2003. Structure and function of the antennal sensilla of the palm weevil *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera, Curculionidae). *J. Insect Physiol.*, 49(9): 857–872.
- Schoonhoven LM, Jermy T, van Loon JJA, 1998. Insect-Plant Biology: From Physiology to Evolution. Chapman & Hall, London. 172–186.
- Städler E, Renwick JAA, Radke CD, Sachdev-Gupta K, 1995. Tarsal contact chemoreceptors response to glucosinolates and cardenolides mediating oviposition in *Pieris rapae*. *Physiol. Entomol.*, 20(2): 175–187.
- Van Loon JJA, 1996. Chemosensory basis of feeding and oviposition behavior in herbivorous insects: a glance at the periphery. *Entomol. Exp. Appl.*, 80(1): 7–13.
- Waladde SM, 1983. Chemoreception of adult stem-borers; tarsal and ovipositor sensilla on *Chilo partellus* and *Eldana saccharina*. *Insect Sci. Appl.*, 4(1/2): 159–165.
- Wang P, Zheng XL, Lei CL, Wang XP, 2011. Observation on the head and chemoreceptors of *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae) larvae. *Plant Protection*, 37(2): 72–75. [王攀, 郑霞林, 雷朝亮, 王小平, 2011. 豇豆荚螟幼虫头部形态及化学感受器观察. 植物保护, 37(2): 72–75]
- Wei H, Yang G, Wang QL, Hou YM, You MS, 2003. Electron microscope scanning of diamondback moth, *Plutella xylostella* L. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 32(4): 434–437. [魏辉, 杨广, 王前梁, 侯有明, 尤民生, 2003. 小菜蛾幼虫头部化学感觉器电镜扫描观察. 福建农林大学学报(自然科学版), 32(4): 434–437]
- Wu CH, 1993. Responses from sensilla on the antennae of male *Heliothis armigera* to sex pheromone components and analogs. *Acta Entomologica Sinica*, 36(4): 385–388. [吴才宏, 1993. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对其性信息素组分及类似物的反应. 昆虫学报, 36(4): 385–388]
- Xiang YY, Xu L, Yang MF, Li ZZ, 2016. Observation on the larval head chemoreceptors of honeysuckle geometrid, *Heterolocha jinyinhuaephaga* Chu with scanning electron microscope. *Journal of Plant Protection*, 43(2): 288–292. [向玉勇, 徐莉, 杨茂发, 李子忠, 2016. 金银花尺蠖幼虫头部化学感受器扫描电镜观察. 植物保护学报, 43(2): 288–292]
- Xiang YY, Yang MF, Li ZZ, 2009. Observations of antennal sensilla of the male black cutworm moth with scanning electron microscope. *Sichuan Journal of Zoology*, 28(3): 390–393. [向玉勇, 杨茂发, 李子忠, 2009. 小地老虎雄蛾触角感受器的扫描电镜观察. 四川动物, 28(3): 390–393]
- Xiang YY, Zhang F, Zheng CG, 2015. Observation of antennal sensilla of *Heterolocha jinyinhuaephaga* Chu by scanning electron microscope. *Journal of Zhejiang University (Science Edition)*, 42(6): 21–26. [向玉勇, 张帆, 郑成钢, 2015. 扫描电镜下的金银花尺蠖触角感受器. 浙江大学学报(理学版), 42(6): 21–26]
- Xie JJ, Zhong GH, Chen XF, Chen WT, Xu QY, Hu MY, 2006. Morphological studies on the location and classifying of chemoreceptors on the larva of *Ostrinia furnacalis* Guenée. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 25(1): 71–75. [谢建军, 钟国华, 陈新芳, 陈文团, 徐齐云, 胡美英, 2006. 亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (Guenée) 幼虫化学感受器种类与分布的形态学研究. 电子显微学报, 25(1): 71–75]
- Zhang M, Ma T, Zhu XJ, Wen XJ, Li YZ, 2014. Observation on the head and chemoreceptors of *Heortia viteossoides* Moore larvae. *Forest Pest and Disease*, 33(3): 1–4. [张蒙, 马涛, 朱雪娇, 温秀军, 李奕震, 2014. 黄野螟幼虫头部化学感器电镜扫描观察. 中国森林病虫, 33(3): 1–4]
- Zhang SG, Ma SF, Fu HL, Chen DM, 1995. Ultrastructure of the trichoid sensillum on the antenna of the male pine caterpillar moth, *Dendrolimus punctatus* (Walker) (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Acta Entomologica Sinica*, 38(1): 8–12. [张善干, 马淑芳, 付宏兰, 陈德明, 1995. 马尾松毛虫雄蛾触角毛状感受器的细微结构. 昆虫学报, 38(1): 8–12]
- Zhi HM, Liu XY, Yang D, 2012. Structure of the sensilla on the antennae and mouthparts of *Cydia pomonella* as revealed by a scanning electron microscope (SEM). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(1): 43–48. [支海美, 刘星月, 杨定, 2012. 苹果蠹蛾头部感器的电镜扫描结构. 应用昆虫学报, 49(1): 43–48]

(责任编辑: 赵利辉)